

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/263045971>

Notas sobre la anidación y la protección de las crías por los padres en *Caiman crocodilus crocodilus* en el norte de Surinam y un análisis sobre el habitat de anidacion de los Croco...

Chapter · January 1991

CITATION

1

READS

8

2 authors, including:



Paul E. Ouboter

Institute for Neotropical Wildlife and Environmental Studies (NeoWild)

103 PUBLICATIONS 1,799 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:

Project

Terrestrial mammals as indicators for human impacts [View project](#)

Project

Impact of climate change on amphibian community composition and survival [View project](#)

NOTAS SOBRE LA ANIDACION Y LA PROTECCION DE LAS CRIAS POR LOS PADRES EN
CAIMAN CROCODILUS CROCODILUS EN EL NORTE DE SURINAM
Y UN ANALISIS SOBRE EL HABITAT DE ANIDACION DE LOS CROCODYLIA¹⁰

Por

Paul E. Ouboter
Lurly M. R. Nanhoe
Department of Zoology
Anton de Kom Universiteit van Suriname
P.O. Box 9212
Paramaribo, Suriname

RESUMEN

Los caimanes (*Caiman c. crocodilus*) construyeron nidos en elevaciones pequeñas de los pantanos durante la estación lluviosa grande (Mayo-Julio). Los huevos fueron enterrados casi al nivel de la tierra y cubiertos adicionalmente por un pequeño montículo de hojas secas. Este tipo de nido es intermedio entre los nidos tipo hoyo y tipo montículo. La eclosión ocurrió desde el inicio hasta mediados de la estación seca. Uno de los dos nidos bajo estudio, que contenía huevos, fue destruido por los predadores. En el otro nido 18 de los 28 huevos lograron eclosionar, lo que coincide con los estimaciones basados en el tamaño de los grupos de neonatos y el tamaño promedio de las nidadas. Las crías permanecieron juntas (algunas veces asociadas con los caimanes de dos años de edad) hasta los 18 meses. Casi todas estas nidadas fueron atendidas por un caimán adulto aproximadamente durante 7 meses o sea hasta el inicio de la estación lluviosa. La proporción de sexos en los recién nacidos fue 0.5; pero algunas nidadas parecen que constan de un sexo solamente (siendo la proporción de sexos de 0:1). Esos resultados son comparables con los datos existentes sobre otras poblaciones de *C. crocodilus* y otros *Crocodylia*. En general hay una correlación entre el tipo de nido usado y la época de anidación. Las especies que construyen sus nidos en hoyos, anidan en la estación seca; mientras que las que construyen nidos tipo montículos, usualmente anidan en la estación lluviosa. Estos últimos también anidan durante la estación seca, posiblemente para evitar competencia con especies simpátricas que también construyen sus nidos en montículos.

INTRODUCCION

Durante la última década, ha habido un aumento significativo en la información relacionada a la anidación del *Caiman crocodilus* (Alvarez del Toro 1974; Rivero Blanco 1974; Staton y Dixon 1977; Crawshaw y Schaller 1980). Sin embargo, casi todo esos datos se obtuvieron en lagunetas de las sabanas; en contraste, el rango o ámbito geográfico ocurre principalmente en los ríos y riachuelos en áreas boscosas y pantanosas. Durante un estudio sobre la migración y la dinámica de población del *C. crocodilus* en el norte de Surinam (Ouboter y Nanhoe 1988), colectamos información adicional sobre esta especie relacionada a la anidación y la protección de las crías por los padres en hábitats de pantanos y de bosques pantanosos. En esos hábitats fue difícil localizar los nidos, y los datos sobre los nidos que se pudieron obtener son muy pobres. Sin embargo, las pocas observaciones que hicimos revelan algunas diferencias de los datos obtenidos en otros estudios. En contraste a esta situación, fue fácil observar y estudiar en su hábitat algunas nidadas de cocodrilos en las lagunetas de las sabanas.

¹⁰ Originalmente publicado en inglés en *Amphibia-Reptilia*, vol. 8, no. 1987, pp. 331-348. Traducido y publicado en español con permiso de los autores.

Por lo tanto, podemos presentar información nueva sobre esas nidadas e información adicional sobre la protección de las mismas por parte de los padres.

AREA DE ESTUDIO

El área principal de estudio cubrió parte del río Coesewijne, río angosto con una longitud de 190 km que cubre una vasta sabana, bosque pantanoso y un área pantanosa en las tierras bajas en el centro de Surinam (Fig. 1.). Esta área tiene 4 estaciones: la estación lluviosa larga (Mayo a Julio/Agosto), la estación seca larga (Julio/Agosto a Noviembre), la estación lluviosa corta (Diciembre a Enero) y la estación seca corta (Febrero a Abril). Durante la estación seca larga, casi todos los ramales del río Coesewijne se secan completamente, y en el más grande de ellos, el riachuelo Zeekoe, el nivel de las aguas baja entre 20 - 70 cm. En la estación lluviosa corta, algunas áreas se pueden inundar y durante la estación lluviosa grande, casi toda el área se inunda. En 1983, la estación lluviosa grande empezó en Marzo/Abril y no se pudo observar la estación seca corta.

Las observaciones se efectuaron en un área cerca de los primeros kilómetros del riachuelo Zeekoe y 5 km río arriba y río abajo del río Coesewijne. Este río está cubierto a lo largo de casi toda su longitud por bosque pantanoso xerofítico y río abajo está cubierto por zacatales y helechos de pantanos (Teunissen 1978). El riachuelo Zeekoe corre a lo largo de llanos pantanosos. En áreas elevadas se puede encontrar bosque mesofíticos de tierra seca. El riachuelo Zeekoe es el único ramal del río Coesewijne con una densa vegetación acuática, especialmente de *Nymphaea rudgeana*. En casi todos los otros ramales y en el río mismo no hay vegetación acuática. Más detalles sobre el área de Coesewijne se presentan en Ouboter y Nanhoe (1988).

Se colectó datos adicionales sobre el río Maratakka (costa occidental de Surinam), el cual se encuentra bordeado por bosque mesofítico de tierra seca y por bosques pantanosos. Asimismo, se obtuvo información sobre el riachuelo Cassewinica (sección río arriba), el cual está rodeado de pantanos; también, al final, se obtuvo información sobre las lagunetas situadas en áreas de cultivo cerca de Lelydorp y Domburg en la costa central de Surinam.

METODOS

El área de Coesewijne se visitó en diez ocasiones entre Septiembre de 1982 y Octubre de 1983. Casi todas las visitas duraron 4 semanas; pero algunas duraron solamente unos pocos días. El Maratakka se visitó por tres días en Diciembre 1982; el Cassewinica por 6 días en Febrero 1983 y de nuevo por 3 días en Junio 1983. Una laguneta cerca de Lelydorp se visitó regularmente. El área cerca de Domburg se visitó una vez en Febrero de 1983.

Se usó un bote o piragua con motor fuera de borda como medio de transporte. Los caimanes fueron localizados durante la noche por la reflexión de sus ojos al ser enfocados con una linterna (sujeta a la cabeza del observador) de 6 voltios. Los juveniles fueron capturados con las manos y fueron marcados, medidos y sexados.

Los caimanes se marcaron cortando con una tijera uno o dos triángulos por cada uno o más escudos de la cresta de la cola. Solamente se usaron las primeras seis placas, porque es conocido el hecho de que los caimanes de algunas poblaciones pierden con frecuencia parte de la cola. Usualmente, los jóvenes se marcaron de nuevo después de ser recapturados. En los caimanes más viejos, las marcas permanecieron claramente visibles por un período de 12 meses.

La determinación de sexos se efectuó al presionar alrededor de la abertura anal con uno o dos dedos y volteando la cola hacia arriba al mismo tiempo. El pene se hace visible si el espécimen es macho (Chabreck 1963). Contrario al *Alligator mississippiensis* (Joanen y McNease 1978), la diferencia entre el pene y el clítoris fue claramente visible en estas poblaciones de *C. crocodilus*, aún en recién nacidos; pero los especímenes arriba de uno o dos meses de edad mostraron resistencia en protruir el órgano sexual.

En la población de Coesewijne, la edad de los jóvenes se determinó en base a los promedios de crecimiento de una nidada (la nidada de la cual obtuvimos casi todos los datos) (Fig. 1). Esta nidada No. 1 probablemente consistió de machos solamente. En los cocodrilos, el crecimiento de machos y hembras parece ser igual hasta que alcanzan, más o menos, 1 m de largo (ver Chabreck y

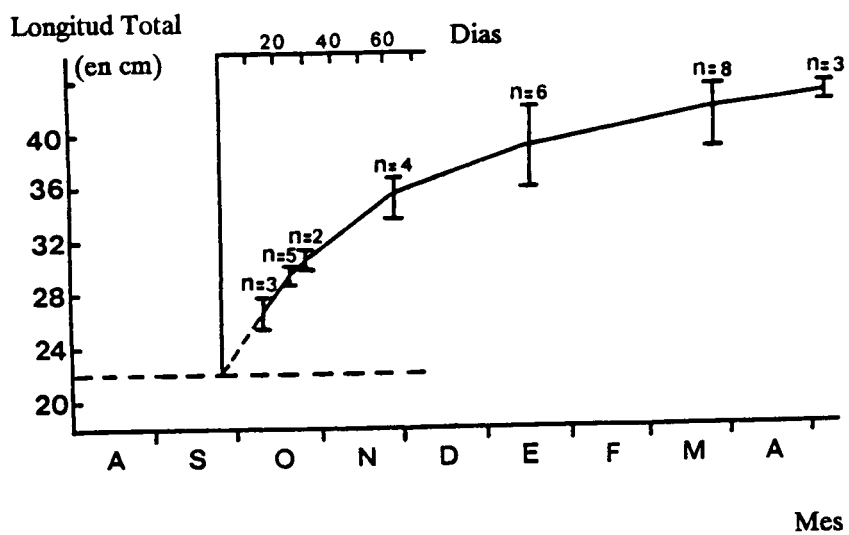


Figura 1. Promedio de la curva de crecimiento y rango del tamaño de las crías de las nidada No. 1 que fue usada para determinar la edad de otras crías capturadas.

Joanen 1979; Webb *et al.* 1983a). Por lo tanto, pensamos que la composición unisexual de esta nidada no afecta la curva de crecimiento. La curva (Fig. 1) fue usada para determinar la edad de los recién nacidos que fueron capturados por primer vez aún durante la estación lluviosa grande (casi todos los huevos eclosionaron a inicios de esta estación). En individuos un poco más viejos, la fecha de eclosión fue estimada al construir una línea paralela a la curva de crecimiento de la Figura 1 (asumiendo que el crecimiento fue dependiente de la estación e independiente de la fecha de eclosión dentro de una estación).

Durante la estación lluviosa larga se inspeccionaron todos los sitios potenciales de anidación, Se abrieron los nidos y se contaron los huevos, después los nidos se cerraron nuevamente con el mayor cuidado posible. Se abrió un huevo de cada nido para corroborar la especie bajo estudio (*Paleosuchus palpebrosus* vive también en el área) y el estado del desarrollo embrionario.

RESULTADOS

PERIODO DE ANIDACION

Se encontraron grupos de caimanes recién nacidos entre mediados de Septiembre y mediados de Noviembre de 1982 en la población de Coesewijne. En 1983, la primera nidada fue vista a fines de Agosto y casi todas las nidadas probablemente nacieron antes de los primeros días de Octubre. Los datos calculados sobre la eclosión de todas las nidadas encontradas se muestran en la Tabla 1.

Asumiendo que la tasa de crecimiento es igual, el período de eclosión en otros ríos puede ser determinado por la longitud de los juveniles capturados de uno a dos años de edad. En Marattaka (al occidente de Surinam) solamente se pudo encontrar un caimán de dos años. Su tamaño (60.8 cm) correspondía bien con el tamaño de un joven de 15 meses de edad de Coesewijne (Fig. 2). En los juveniles de uno o dos años del riachuelo Cassewinica (al este de Surinam) hubo más variación en el tamaño (Fig. 2), pero por lo general, el tamaño de ellos no fue significativamente diferente de los juveniles de 5 a 17 meses de edad de Coesewijne (usando la prueba -R de Wilcoxon-Mann-Whitney (Zijp 1974), los juveniles de un año fueron: $19 < R < 26$, $P > 0.05$, los juveniles de dos años fueron $R = 72.5$, $P > 0.05$). Entonces, en los tres ríos examinados, la eclosión ocurrió entre fines de Agosto y mediados de Noviembre, o sea desde el principio hasta mediados de la estación seca grande. En 1983, casi todos los jóvenes eclosionaron más temprano que en 1982. Esto es más fácil de ser correlacionado con el inicio temprano de la estación lluviosa larga de 1983, durante el cual el nivel de las aguas empezó a subir rápidamente por lo menos un mes más temprano que en 1982 (sin publicar). La anidación probablemente empieza después de la subida de las aguas, arriba de cierto nivel. Tomando en consideración el período de incubación determinado por Alvarez del Toro (1974: 75-80 días) y Staton y Dixon (1977: 73 días), todas las nidadas fueron puestas en la estación lluviosa grande (con el nivel del agua excediendo 140 cm arriba del nivel de la playa). Esto concuerda con el período en que nosotros encontramos nidos activos o destruidos recientemente (ver anidación).

La situación en las lagunetas fue a veces algo diferente. En una laguneta cerca de Lelydorp (costa central de Surinam), se obtuvieron 4 caimanes recién nacidos en Septiembre (concordando con el período de eclosión de Coesewijne. Sin embargo, tres juveniles capturados, de una nidada de ocho, en una laguneta cerca de Domburg (Costa central de Surinam); difieren significativamente de los juveniles de un año de edad de Coesewijne (la prueba R- de Wilcoxon-Mann-Whitney es $R = 6$, $P < 0.005$); pero fueron muy pequeños para ser considerados juveniles de dos años ($R = 6$, $P < 0.005$) (Fig. 2). La misma laguneta estaba también habitada por lo menos por dos juveniles más pequeños. Uno de ellos fue capturado y fue comparable en tamaño con los juveniles de Coesewijne.

ANIDACION

Nunca se observó la construcción de nidos y, debido a la dificultad del terreno, sólo unos pocos nidos fueron encontrados. El 25 de Junio encontramos dos nidos a lo largo del riachuelo Cassewinica (al este de Surinam) uno de los cuales, estaba destruido y el otro estaba activo (conteniendo 14 huevos). De tres nidos descubiertos en Julio a lo largo del riachuelo Zeekoe, uno estaba recién construido pero vacío, el otro estaba destruido y el tercero contenía 28 huevos.

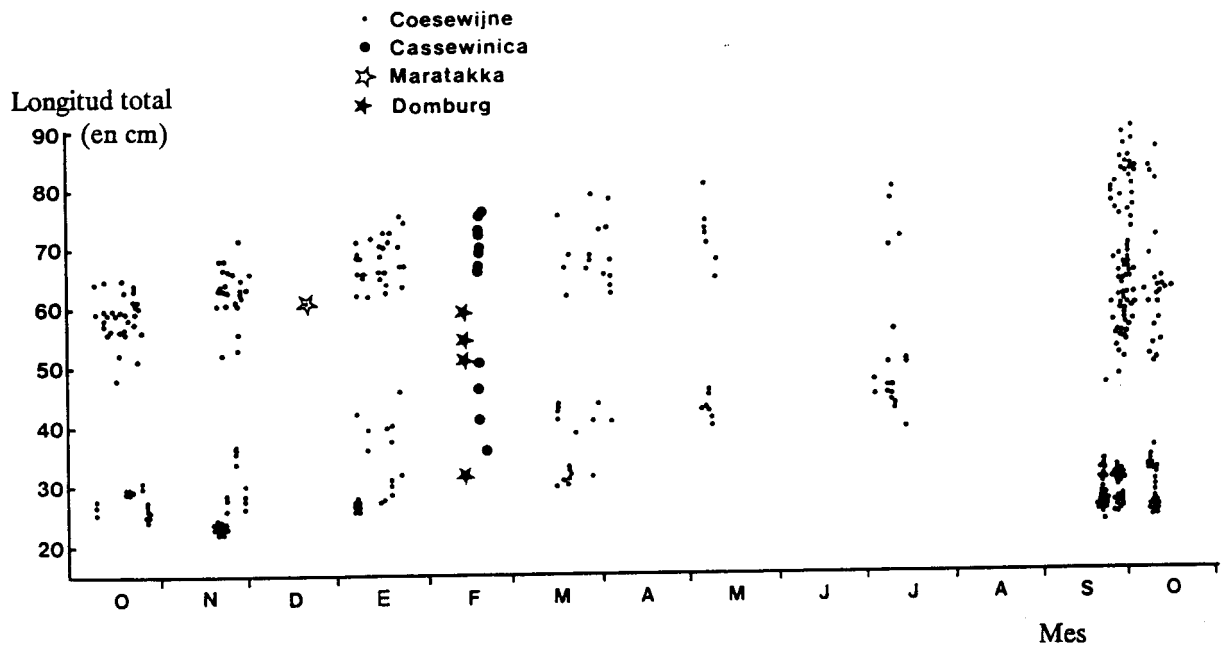


Figura 2. Tamaño de los juveniles de uno y dos años capturados durante el período de estudio.

A pesar de una intensa búsqueda en todas las islas de bosque que permanecieron secas durante la estación lluviosa grande, así como también cerca de los pantanos, no se pudo encontrar nido alguno. Todos los cinco nidos encontrados estaban en los pantanos pero en pequeñas elevaciones (2 a 5 metros cuadrados), los cuales fueron usualmente localizados a lo largo de riachuelos pequeños. La vegetación en ese lugar consistía principalmente de *Montrichardia arborescens*, pero debido a la elevada posición del terreno, también otros arbustos y árboles crecen en esas isletas. Estas fueron probablemente formadas por un proceso de sedimentación entre los troncos de *Montrichardia*. Estas isletas son sitios ideales de anidación para limitar la predación de los huevos por animales terrestres, en vista de que el área se inundada por varios kilómetros en toda dirección. Los nidos en este lugar estaban parcialmente sombreados. La cámara de huevos estaba un poco bajo el nivel del terreno y los huevos estaban cubiertos por un pequeño montículo de hojas secas (de 20 a 30 cm de altura), que las hembras amontonaron aparentemente en los pequeños claros entre los arbustos. El substrato debajo de los nidos consistía también de hojas secas. En todos los nidos encontrados, el suelo y el material vegetal que rodeaba los huevos o los restos de los huevos estaban ya entrelazados por raicillas en crecimiento. Los huevos estaban colocados a una altura de 30 - 80 cm arriba del promedio del nivel de las aguas durante la estación lluviosa.

ECLOSION Y EXITO DE ANIDACION

Sólo se pudo obtener datos directos sobre la eclosión de los huevos de un nido en el riachuelo Zeekoe. El 6 de Julio cuando fue descubierto, dos de los 28 huevos estaban en mal estado y otro que contenía embrión vivo fue removido por nosotros. Cuando examinamos el nido el 4 de Agosto, un animal no identificado había hecho un agujero en el nido; pero sólo había dañado el huevo que estaba en la parte superior, de manera que sólo 24 huevos permanecieron en el nido. De éstos, 17 eclosionaron con éxito, 6 se habían dañado y uno había eclosionado; pero el recién nacido no salió del nido y murió. Al momento de ser encontrado (el 7 de septiembre) el animalillo todavía no se había descompuesto y sólo una pequeña parte de él había sido comido por las hormigas existentes en el nido. Aparentemente, la eclosión había sucedido pocos días antes. Todas las cáscaras de huevos del nido estaban intactos, excepto por el agujero por donde los jóvenes habían escapado. Los recién nacidos abandonaron el nido no por la parte superior, sino a través de un pase en la pendiente. Los crías fueron descubiertas cerca del nido.

Entonces, de 28 huevos, 17 (61%) eclosionaron exitosamente. Si contamos el huevo que tomamos, hubieran eclosionado 18 (64%). Los datos sobre esta única observación, pueden ser comparados con el número de crías de una nidada poco después de eclosionados, oscilando entre 6 y 32 (promedio 18 ± 7 , $n = 11$) (Tabla 2). Asumiendo un promedio en el tamaño de la nidada igual a la de las poblaciones venezolanas estudiadas por Staton y Dixon (1977) por ejemplo 28.6 huevos, estos valores también indican un éxito de eclosión del 64%.

Nuestros datos sobre el porcentaje de nidos de donde los jóvenes eclosionaron, son muy pobres. De los tres nidos encontrados en la población de Coesewijne, solamente en uno de ellos los huevos eclosionaron (33%), y si excluimos el nido vacío, tenemos 50%.

Asumiendo que las hembras sexualmente maduras anidan cada año, la proporción de nidos que produjeron jóvenes vivos también puede ser calculada usando el número de las nidadas y el número de hembras maduras. En la temporada de anidación de 1982, encontramos seis nidadas, consistiendo de 48 adultos de 5 años de edad y más viejos, con tamaños arriba de 120 cm y probablemente eran sexualmente maduros (Rivero Blanco 1974; Staton y Dixon 1977). Asumiendo una proporción de sexos de 0.5 (Ouboter y Nanhoe en preparación, la relación de sexos expresados como proporción de machos), ésto resulta en una proporción del éxito de anidación de 6/24 o 25%. Pero no todas las hembras anidaron cada año; dos hembras equipadas con radio transmisores (Ouboter y Nanhoe 1988) ocuparon hábitats de anidación menos usuales para tal actividad. De manera que el 25% de anidación es una cifra muy baja. Gorzula (1978) sugirió que las hembras anidan cada dos años. Si esto se aplica a la población de Coesewijne, se proyecta una proporción en el éxito de anidación del 50% y un éxito total de eclosión del 32% (= 50% del 64%).

PROTECCION DE LAS CRIAS POR LOS PADRES Y FORMACION DE GRUPOS DE JOVENES

No pudimos hacer observaciones acerca del cuidado de los nidos por los padres. En dos visitas (día y noche) efectuadas a lo largo del riachuelo Cassewinica no se vio ningún adulto cerca del nido activo. Solamente una vez en 4 días y 4 noches de nuestra visita un adulto fue visto cerca del nido activo en el riachuelo Zeekoe. Este caimán desapareció inmediatamente cuando nos acercamos a él.

En el nido activo de Zeekoe y después de la eclosión no hubo signos visibles de que los nidos hubieran sido abiertos por uno de los padres. El lugar por donde los jóvenes escaparon del nido fue muy angosto (cerca de 3 cm de ancho) y no es posible de que haya sido hecho por uno de los padres.

De 11 nidadas de recién nacidos (períodos de anidación de 1982 y 1983) por lo menos 9 fueron vistos usualmente acompañados por un caimán de 120 - 140 cm de longitud total (Tabla 2). Estos siempre se sumergieron antes de que pudieran ser capturados; pero su longitud indicó que probablemente eran hembras. Algunos desaparecieron completamente; pero casi todos permanecieron cerca mientras los hijuelos eran manipulados. Algunas veces se sumergieron por algunos minutos y volvieron a emerger en otro sitio cercano. En tres ocasiones el adulto acompañante reaccionó en respuestas al llamado alarmante de los hijuelos, nadando rápidamente hacia nosotros y golpeando hacia el agua con la cola; Sin embargo nunca nos atacaron. Los adultos pudieron ser vistos cerca de sus nidadas hasta el principio de la estación lluviosa grande por un período de 5 a 7 meses. Durante la estación lluviosa grande fue difícil hacer observaciones, debido a la dispersión de los caimanes (Ouboter y Nanhoe 1988). Un adulto atendió una nidada consistente de juveniles de dos años de edad (9 aproximadamente), los cuales se observaron durante la temporada de anidación de 1982. Sin embargo, varios grupos de los recién nacidos estaban acompañados por un grupo de caimanes de dos años de edad. Esta asociación fue observada en 6 de 11 nidadas (Tabla 2). Por lo menos 4 de los 6 juveniles de dos años que fueron encontrados en la nidada No. 9 habían sido marcados el año anterior en el mismo lugar del riachuelo y eran miembros de la nidada No. 1. Los juveniles de dos años de edad asociados con las nidadas 12 y 13 habían sido miembros de la nidada No. 6, que también habitaba el mismo sitio del riachuelo. Por otro lado, algunos juveniles viajaron largas distancias durante la estación lluviosa grande (Ouboter y Nanhoe 1988) y los tres caimanes de dos años asociados a la nidada No. 14 procedían de la nidada No. 1 (distancia mínima de 2800 m), nidada No. 3 (distancia mínima 2700 m) y nidada No. 6 (distancia mínima 2900 m).

El transporte de los jóvenes por uno de los adultos, registrado en *Crocodylus niloticus* (Cott 1971; Pooley 1974; Pooley y Gans 1976) y *A. mississippiensis* (Kushlan 1973), nunca se observó en *C. crocodilus*; pero probablemente se dio con frecuencia en la población de Coesewijne. Por ejemplo, fue evidente que algunas nidadas cruzaron el río y observamos que las nidadas de unas pocas semanas de edad de pronto aparecían en un área en donde nosotros no los habíamos vistos antes. Creemos que estos movimientos de las nidadas enteras a largas distancias sólo son posibles cuando un adulto carga los jóvenes en su dorso o en su boca. Los movimientos observados se detallan a continuación: la nidada No. 3 cruzó el río por lo menos dos veces, la primera entre Noviembre 1982 y Enero 1983 y la segunda vez entre el 15 y el 20 de Enero. La nidada No. 8 cruzó el río, y luego se movió a una distancia de 200 metros río abajo entre el 8 y el 21 de Septiembre de 1983. Cerca del riachuelo Zeekoe no se encontraron juveniles en el nido cuyos huevos habían eclosionados unos pocos días antes de nuestra visita. El 6 de Septiembre de 1983 la nidada No. 10 (de aproximadamente 30 días de edad) apareció en un lugar en el riachuelo Zeekoe en donde no había sido visto antes, y el 7 de Octubre de 1983, la nidada No. 14 (de aproximadamente 40 días de edad) apareció a la entrada de un ramal del riachuelo en donde no había sido visto anteriormente.

Casi todas las nidadas permanecieron o fueron traídas al riachuelo Zeekoe, que parece ser un sitio ideal para la crianza de los jóvenes debido a las aguas poco profundas, sombra provista por la vegetación acuática, y una variedad de insectos. Consecuentemente, la distribución de los grupos de los recién nacidos entre el río y el ramal del riachuelo no fue al azar (la prueba Chi cuadrado = 178.34, $p < 0.001$) (Ouboter y Nanhoe 1988).

Los *Crocodylia* jóvenes mantienen contacto unos con otros mediante los gruñidos que emiten y probablemente ayudados por los adultos (Cott 1961; Campbell 1973; Herzog y Burghardt 1977; Crawshaw y Schaller 1980; Magnusson 1980; Medem 1981). En Coesewijne la población de los jóvenes de algunas nidadas se mantuvieron en silencio; mientras que en otros grupos, los jóvenes gruñeron

continuamente. El movimiento de los animales fue casi siempre en dirección del otro joven gruñidor, aún cuando éstos tuvieran que pasar cerca de enemigos potenciales en el camino hacia el sitio en que los gruñidos eran emitidos.

En los recién nacidos de la población de *C. crocodilus* estudiada, los penes de los jóvenes pudieron ser claramente distinguibles de los clítoris por su tamaño más largo. El sexaje de los animales de dos o tres meses de edad no pudo efectuarse en vista de que casi todos los machos mostraron indisposición en protruir el pene.

Debido a nuestra inexperiencia, un gran número de jóvenes no pudieron ser sexados en 1982. Las cifras de 1983 son mucho mejores, las cuales muestran una proporción de sexos de 0.5 (53 machos y 53 hembras). Esta es una cifra combinada, pues las nidadas separadas pueden mostrar proporciones de sexos muy diferentes. Dos de las nidadas del período reproductivo de 1982 (nidadas 1 y 6) probablemente consistieron de machos solamente y todos los 14 jóvenes de la nidada No. 11 eran hembras.

DISCUSION

En los tres ríos estudiados, el período de anidación del *C. crocodilus* coincide con parte de la estación lluviosa prolongada (Mayo-Julio) y casi todos los huevos eclosionaron a inicios de la estación seca grande (Agosto-Octubre). Esto concuerda con los datos obtenidos por Medem (1983) con los de Galibi (en la costa este de Surinam) y Uitkijk (costa central de Surinam). En Guyana (Beebe 1917) y en Guyana Francesa (Medem 1983) el período de anidación parece ser igual al de Surinam. Medem (1983) registró períodos de anidación un poco más largos para Guyana: la anidación desde fines de Abril a Agosto/Septiembre y la eclosión de Julio a Noviembre. En la parte venezolana de las Guyanas, la eclosión es en Octubre y Noviembre (Gorzula 1978). Fuera de las Guyanas la anidación también ocurre en la época seca. En los llanos venezolanos es de Agosto a Octubre (Staton y Dixon 1977) y en el Pantanal (sur-oeste de Brasil) es en Enero (Crawshaw y Schaller 1980).

La biología de reproducción del *C. crocodilus* parece estar correlacionada con el nivel de las aguas; pero no en las especies que ocupan áreas con un período relativamente frío. Esto probablemente es cierto en casi todos los *Crocodylia*. Ferguson (1985) no pudo encontrar una tendencia consistente entre el período de anidación y el nivel de las aguas en todas las especies. Sin embargo, si uno distingue dos estrategias en el período de anidación y dos tipos de nidos, es evidente de que exista una clara correlación (Tabla 3). Algunos de los *Crocodylia* anidan cuando el nivel de las aguas es baja y los huevos eclosionan al subir el nivel de las aguas. De acuerdo con Cott (1961), esto tiene la ventaja de que los nidos no sean inundados y de que los jóvenes nazcan cerca del agua para facilitar la dispersión y donde los insectos son abundantes. El primer punto parece ser de especial importancia y casi todos los agujeros de los nidos de los *Crocodylia* exhiben esta estrategia (Tab. 3). Ellos usualmente anidan en los bancos de arena seca en las playas de ríos o lagos. Esos sitios no están disponibles durante los períodos en que el nivel de las aguas es alto, o son extremadamente vulnerables a ser inundados, de manera que el mejor período de anidación es cuando el nivel de las aguas es bajo, o sea durante la estación seca. En casi todas las áreas del mundo el ciclo de precipitación ocurre de manera que favorece esa estrategia de anidación, los huevos eclosionan al subir el nivel de las aguas, con la ventaja mencionada por Cott. Sin embargo, podríamos pensar también en algunas desventajas; por ejemplo, en algunas áreas los recién nacidos tendrán menos oportunidades de descansar en aguas poco profundas y consecuentemente será más difícil que permanezcan juntos como nidada. En la región ocupada por la población de *C. crocodilus* en Coesewijne, la comida especialmente de insectos es más abundante a inicios de la estación lluviosa (observ. personal). La única excepción a la regla de que las especies con nidos tipo hoyo anidan cuando el nivel de las aguas es bajo sucede con *Crocodylus niloticus* en el sur de Africa (Pooley 1969). Aquí la estación seca coincide con el período más helado del año, cuando las temperaturas son demasiado bajas para una incubación exitosa de los huevos de cocodrilos.

La segunda estrategia se describe en *C. crocodilus* (Rivero Blanco 1974; Staton y Dixon 1977; Crawshaw y Schaller 1980) y por *Crocodylus porosus* (Webb *et al.* 1977, 1983c), pero probablemente ocurre también en otras especies. En este caso, la anidación empieza en la estación lluviosa y los huevos eclosionan al final de esta estación o a inicios de la estación seca. Crawshaw y Schaller (1980)

mencionan las siguientes ventajas: 1) en las áreas más inundables, las hembras son capaces de escoger el sitio para el nido en donde las posibilidades de predación de los huevos se reduce, 2) los recién nacidos pueden evitar la competencia con individuos de la misma especie durante sus primeros meses de vida, 3) en la estación lluviosa la humedad es alta y las temperaturas varían muy poco, lo cual tiene una influencia positiva en el éxito de anidación. Esas ventajas también se aplican a la población de Coesewijne, aunque el segundo es inconsecuente. Una serie de razones completamente diferentes concierne a la anidación en la estación lluviosa han sido sugeridas por Staton y Dixon (1977); las razones están principalmente relacionadas a las desventajas de las hembras al seguir la primera estrategia mencionada anteriormente, la cual se supone que aumenta la sobrevivencia de los jóvenes porque: 1) para que los jóvenes emerjan en la estación lluviosa, la construcción de nidos y la incubación de los huevos debe ocurrir en la estación seca. En la situación venezolana la hembra tendría que vigilar los nidos en un tiempo en que ella no puede encontrar ni sombra ni agua para refrescarse o para protegerse, y 2) ella tendría que construir el nido con material seco. Aún cuando esos argumentos son realistas para el hábitat venezolano estudiado, las ventajas sugeridas por Crawshaw y Schaller (1980) son también aplicables (la predación de los huevos después de bajar el nivel de las aguas - ver ventaja 1 mencionada por Crawshaw y Schaller - también mencionada por Staton y Dixon (1977) y eso probablemente tiene una validez más general). En ningún momento, los argumentos de Staton y Dixon (1977) se aplican a la población de Coesewijne. Aquí, la sombra, el agua y el material fresco para la construcción de nidos están disponibles cerca de todos los sitios de anidación durante todo el año.

Casi todas las especies que exhiben la segunda estrategia de anidación, construyen nidos tipo montículo (Tabla 3). Esos nidos son probablemente más vulnerable a desecarse y mantienen temperaturas mucho más altas que los nidos tipo hoyo y, consecuentemente son más convenientes para la anidación durante la estación lluviosa cuando las temperaturas tienden a ser más bajas. Además el material de anidación existe en mayores cantidades durante esta estación (Magnusson, com. pers.). En contraste con las especies que construyen nidos tipo hoyo y que siguen la primera estrategia de anidación casi sin excepción, las especies que construyen nidos tipo montículo muestran más variaciones en las estrategias de anidación (Tabla 3). Asimismo, estas últimas especies probablemente tendrán menos dificultades en encontrar un sitio para el nido en un lugar húmedo y sombreado durante la estación seca, que las primeras encuentren un lugar que no es probable que se inunde durante la estación lluviosa. Consecuentemente, las especies con nidos tipo montículo son capaces de adaptarse con mayor facilidad a circunstancias locales. Una posible razón del por qué algunas especies de nido tipo montículo anidan en la estación seca podría ser: 1) para evitar la competencia con especies simpátricas de *Crocodylia*, 2) evitar la competencia por sitios de anidación, y 3) la competencia de los recién nacidos por comida y abrigo. Desafortunadamente también hay pocos datos disponibles sobre simpatria y la estación de anidación de los *Crocodylia* concernidos para apoyar esta idea con observaciones claras. En la Tabla 3 se presentan los datos disponibles para los pares en simpatria: *Crocodylus porosus/Crocodylus novaeguinae*, *Crocodylus moreletii/C. crocodilus*, *C. crocodilus/Melanosuchus niger*, *C. crocodilus/Paleosuchus palpebrosus*.

Hasta el momento no se ha dado explicación alguna sobre los juveniles con anormalidades en el tamaño, que habitan en el lago cerca de Domburg. Este lago está rodeado por tierras cultivadas y no está expuesto a períodos de inundaciones. Ahí, el período reproductivo puede no estar fuertemente influenciado por las estaciones, y la reproducción puede ocurrir durante todo el año. Asumiendo la misma tasa de crecimiento de los especímenes del área de Coesewijne, los juveniles más grandes de Domburg podrían haber sido aproximadamente 4 meses más viejos que los juveniles de Coesewijne y consecuentemente, pudieron haber eclosionado en Mayo o sea a inicios de la estación lluviosa. Otra posibilidad es que la tasa de crecimiento es más lenta en lagos pequeños debido a la insuficiencia de comida (compare la tasa lenta de crecimiento en los lagos de las sabanas observados por Gorzula (1978)). Otra observación en este aspecto fue que el espécimen más pequeño de la nidada más vieja en Domburg era raramente flaco. La presencia de una nidada de jóvenes mucho más pequeños en el mismo lago podría apoyar cualquiera de las explicaciones dadas.

Los nidos tipo montículos son construídos por lo menos por 13 especies de *Crocodylia*; mientras que 8 especies construyen nidos tipo hoyo (Tabla 3). Las opiniones varían en cuanto al origen de esos dos tipos de nidos y acerca de la rigidez en los hábitos de anidación de los *Crocodylia*. Neill

(1971) sostiene que actualmente existen sólo los nidos tipo montículo y que aún los *Crocodylia* que anidan en la arena usan este tipo de montículo, esta sugerencia no se puede tomar seriamente. Wermuth (1953) sostiene que existe transición entre nidos tipo hoyo y nidos tipo montículo, de manera que el tipo de nido carece de significado filogenético. Greer (1970) no está de acuerdo y sostiene que el tipo de nido está determinado filogenéticamente por las especies. Un año más tarde él sugirió que el tipo de nido está también correlacionado con el tipo de hábitat (Greer 1971). Campbell (1972) confirmó una correlación con el hábitat, pero mencionó varios casos en que las especies parten de su hábitat usual de anidación. Su observación fue parcialmente apoyada por las observaciones de Ogden (1978) quien observó que los *Crocodylus acutus* construyeron ambos tipos de nidos, así como también el tipo intermedio, pero que negó una correlación con el hábitat. El informó que las hembras jóvenes construyen nidos tipo hoyo o hacen un montículo pequeño; mientras que las hembras más viejas construyen el nido con montículos grandes. Webb *et al.* (1983b) está de acuerdo con Greer (1970, 1971) de que el tipo de nido usado por ciertas especies es fijo, aunque correlacionado con el hábitat. Los nidos tipo montículos caracterizan a los *Crocodylia* que anidan durante la estación lluviosa o en ambientes húmedos. Estos últimos argumentaron que los casos de especies que usan ambos tipos de nidos, están pobremente documentados, o en el caso de *Crocodylus acutus*, el nido amontonado no se parece a los nidos tipo montículo construido por otras especies. Sin embargo, Alvarez del Toro (1974) y Medem (1981) mencionaron una tasa baja de nidos realmente tipo montículo en *Crocodylus acutus* y Medem (1981) también documentó un nido tipo montículo en *Crocodylus intermedius*.

Siempre se ha informado que el *C. crocodilus* construye nidos tipo montículos (Staton y Dixon 1977; Crawshaw y Schaller 1980; Medem 1981). Sin embargo, los nidos que encontramos en las poblaciones de Coesewijne y Cassewinica eran claramente intermedios entre tipo montículo y tipo hoyo; pero es probable de que no había suficiente material disponible para un montículo grande. Por otro lado, en un nido real tipo hoyo, los huevos estarían muy cerca al nivel de las aguas, lo que aumentaría las posibilidades de inundaciones. De manera que los caimanes que usan este tipo de sitio de anidación son forzados probablemente a usar el tipo de nido intermedio anteriormente descrito. En base a esas observaciones nosotros estamos de acuerdo con Campbell (1972) de que el comportamiento de algunos *Crocodylia* es suficientemente flexible para permitir la construcción de diferentes tipos de nidos dependiendo del tipo de hábitat. Sin embargo, el tipo de nido que se construye regularmente puede tener un significado filogenético.

Tenemos datos sobre la proporción de huevos eclosionados de un nido solamente (que fue 64%), y la cifra de la proporción de nidos que produjeron jóvenes vivos (50%) es basado en las observaciones hechas en dos nidos activos. Los otros métodos utilizados para calcular esas proporciones (número de jóvenes en una nidada de recién nacidos y el número de nidadas con relación al número de hembras reproductoras) parecen apoyar las cifras obtenidas. Aunque esos métodos están basados en muchas suposiciones, las cifras obtenidas son aceptables dentro del rango conocido en otros *Crocodylia*; pero son raramente altas, comparadas a otras poblaciones de *C. crocodilus*. Staton y Dixon (1977) registraron una proporción promedio en el éxito de anidación del 15.8% y Crawshaw y Schaller (1980) registraron un éxito total de eclosión del 20.1%. En ambos casos la causa principal de esas cifras bajas fue predación. En la población de Coesewijne la predación probablemente es limitada al anidar en los sitios pantanosos descritos anteriormente.

En casi todos los *Crocodylia* la hembra abre el nido, usualmente en respuesta al llamado de las crías dentro de los huevos (Beebe 1917; Cott 1961, 1971; Modha 1967; Pooley y Gans 1976; Pooley 1977; Webb *et al.* 1983b; Bustard 1984) y aún en un caso, el macho fue observado liberando las crías de los nidos y a las crías aún no eclosionadas de los huevos (Alvarez del Toro 1969). Cuando las paredes de la cámara de huevos son duras, la apertura de los nidos por los adultos es esencial para la supervivencia de las crías (Cott 1961; Magnusson 1980). En los casos de nidos menos compactos, por ejemplo los nidos de zacate o paja de *A. mississippiensis*, muchos de los jóvenes tratan de escapar del nido sin ayuda de los adultos (Joanen 1969). Los nidos de las poblaciones de Coesewijne y Cassewinica no tenían una cámara de huevos compactada, pero los materiales alrededor de los huevos estaban entrelazados por una cadena de raicillas en crecimiento, de manera que la salida de los jóvenes del nido sin ayuda de alguien desde fuera pudo haber sido un trabajo muy difícil para las crías. Crawshaw y Schaller (1980) sugirieron lo mismo para los nidos de *C. c. yacare*, donde las raicillas también contribuyeron a compactar el montón del nido. Las crías del riachuelo Zeekoe emergieron de los

nidos por si solos, ya que las cáscaras de los huevos permanecieron en el nido y éstas estaban intactas, excepto por el hoyo a través del cual los jóvenes escaparon (Crawshaw y Schaller 1980). Probablemente ellos escaparon del nido sin ninguna ayuda. No es posible que la madre haya hecho el pase angosto a través del cual las crías escaparon.

De acuerdo a todos los informes sobre el cuidado por los adultos (que usualmente se asume que es hecha por uno de los padres), los adultos dejan a los jóvenes después de pocas semanas en los Crocodylinae (Cott 1961; Modha 1967; Pooley y Gans 1976; Webb *et al.* 1977). Los gaviales *Gavialis gangeticus* permanecen con sus nidadas por lo menos algunas semanas; pero la duración exacta de esta vigilancia es desconocida (Bustard 1980). En los Alligatorinae, se han registrado períodos más largos de vigilancia. *A. mississippiensis* permanece con su nidada por más de un año (Chabreck 1965). En *C. crocodilus* la vigilancia de las nidadas varía de dos semanas a cuatro meses mencionados por Staton y Dixon (1977), y hasta 18 meses según lo observado en la población de Coesewijne y en la población venezolana estudiada por Gorzula (1978). No es seguro si la duración de la vigilancia depende de la subfamilia considerada, como se sugiere arriba. Otra posibilidad es una relación con el período de eclosión. Los recién nacidos tendrían más dificultad de permanecer juntos durante la estación lluviosa cuando el nivel de las aguas es alta.

No se sabe si los períodos largos de vigilancia en *C. crocodilus* son usuales o excepcionales. Si los juveniles del primer y segundo año que son miembros del mismo grupo tienen la misma madre y es ella la que los atiende, entonces 18 meses es el período de vigilancia usual. Esto también podría indicar que por lo menos algunas hembras anidan en dos años sucesivos. El hecho de que un grupo fue formado parcialmente por juveniles del segundo año provenientes de tres diferentes nidadas, sugiere otra posibilidad. Creemos que la asociación de los caimanes del primer y segundo año es ventajoso para los últimos (podría ser también ventajoso para los primeros), porque ellos obtienen de esta manera la protección a través de la presencia de los adultos que están atendiendo a los recién nacidos. El llamado alarmante de los Crocodylia no sólo llama la atención de los padres; pero también el de los otros individuos de la misma especie (Neill 1971; Gorzula 1978, obs. pers.). Esta es una ventaja ya que los adultos vigilantes también defienden a los caimanes de dos años en su grupo contra los predadores. Esta tendencia de los jóvenes de buscar la protección del grupo por un adulto (probablemente relacionado) puede ocurrir en otras especies de los Crocodylia. Webb *et al.* (1977) cuando estudiaba *Crocodylus porosus* capturó una cría después de 55 días de estar en otro grupo de jóvenes a 5.6 km río arriba. Extrañamente, informes sobre grupos de Crocodylia de uno y dos años son raros. Esta asociación ha sido mencionada en *C. crocodilus* en Guyana (Beebe 1917) y en Venezuela (Gorzula 1985).

En *A. mississippiensis* la diferencia entre el pene y clítoris no es claramente visible antes de los 18 meses de edad (Joanen y McNease 1978). En la población de *C. crocodilus* estudiados por nosotros el pene fue ya más largo en los machos de las crías. Lo mismo es cierto en *Crocodylus johnstoni* (Webb *et al.* 1983b, 1984) y *Crocodylus porosus* (Webb y Messel 1978; Webb *et al.* 1984).

En ambos *A. mississippiensis* (Ferguson y Joanen 1982, 1983) y *Crocodylus johnstoni* (Webb *et al.* 1983b; Webb y Smith 1984) el sexo es determinado por la temperatura del nido. La existencia de una nidada unisexual en la población de Coesewijne de *C. crocodilus* podría indicar el mismo mecanismo de determinación de sexos. Los registros de las temperaturas del nido confirman esto. Desafortunadamente los nidos de esa nidada unisexual no fueron observados por nosotros.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por becas de Beyerinck-Popping Fund, Foundation for the Advancement of Herpetology, Foundation for Scientific Research in Surinam and the Netherlands Antilles, Netherlands Foundation for International Nature Protection (Van Tienhoven Stichting), Society for Scientific Research in the Tropics (Treub-Maatschappij), y World Wildlife Fund (sección holandesa).

La Fundación para la Preservación de la Naturaleza en Surinam (STINASU) y el Servicio Forestal del Estado (LBB) proveyeron material y apoyo logístico. Un agradecimiento especial por esto a los señores K. Mohodin y F.L.J. Baal. El servicio de Exploración Minera y Geológica (GMD) nos permitió usar sus botes y campamentos en el área de Coesewijne. Ellen Ouboter corrigió el

manuscrito en inglés. Fuimos beneficiados por prácticos consejos y discusiones con Dr. M.S. Hoogmoed, Dr. H.Strijbosch, Dr. J.J. van Gelder y Sr. Rob Glastra. Finalmente queremos agradecer a Djoe Franz Adoe, cuya asistencia en el campo probó ser indispensable.

REFERENCIAS

- Alvarez del Toro, M. 1969. Breeding the spectacled caiman at Tuxtla Gutierrez Zoo. *Intl. Zoo Yearbook* 9:35-36.
- Alvarez del Toro, M. 1974. Los Crocodylia de Mexico. *Mexicano Recursos Nat. Renov., A.C., Mexico, D.F.* 70 p.
- Beebe, W. 1917. The alligators of Guiana. pp. 283-290. *En: W. Beebe, G.I. Hartley, and P.G. Howes (reds). Tropical wild life in British Guiana. New York Zool. Soc., Nueva York.*
- Bustard, H.R. 1984. Breeding the gharial (*Gharial gangeticus*): Captive breeding a key conservation strategy for endangered crocodilians. pp. 385-406. *En: M.W.J. Ferguson (red). The structure, development and evolution of reptiles. Academic Press, Nueva York.*
- Campbell, H.W. 1973. Observations on the acoustic behavior of crocodilians. *Zoologica* 58:1-11.
- Chabreck, R.H. 1963. Methods of capturing, marking and sexing alligators. *Proc. 17th Ann. Conf. Southeastern Assoc. Game Fish Commissioners* 17:47-50.
- Chabreck, R.H. 1965. The movement of alligators in Louisiana. *Proc. 19th Ann. Conf. Southeastern Assoc. Game Fish Commissioners* 19:102-110.
- Chabreck, R.H., y T. Joanen. 1979. Growth of the American alligator in Louisiana. *Herpetologica* 35:51-57.
- Choudhury, S., S. Bustard, y B.K. Tandan. 1983. Incubation and hatching of eggs of *Gavialis gangeticus* in hatcheries. *British J. Herpet.* 6:337-342.
- Cott, H.B. 1961. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. *Trans. Zool. Soc. Londres* 29:211-356.
- Cott, H.B. 1971. Parental care in the Crocodylia, with special reference to *Crocodylus niloticus*. pp. 166-180. *En: Crocodiles. Proc. 1st Working Meeting Crocodile Spec., New York. IUCN Publ. (New Series) Suppl. Pap. 32. IUCN, Morges, Suiza.*
- Crawshaw, P. 1980. Nesting of Paraguayan caiman (*Caiman yacare*) in Brazil. *Papéis Avulsos Zool., Sao Paulo* 33:283-292.
- Ferguson, M.W.J. 1985. The reproductive biology and embryology of the crocodilians. pp. 329-491. *En: C. Gans, F. Billett, and P.F.A. Maderson (reds.). Biology of the Reptilia. Vol. 14. Development A. John Wiley & Sons, Nueva York.*
- Ferguson, M.W.J., y T. Joanen. 1982. Temperature of egg incubation determines sex in *Alligator mississippiensis*. *Nature (London)* 296:850-853.
- Ferguson, M.W.J., y T. Joanen. 1983. Temperature dependent sex determination in *Alligator mississippiensis*. *J. Zool. (London)* 200:143-177.
- Goodwin, T.M., y W.R. Marion. 1978. Aspects of the nesting ecology of American alligators (*Alligator mississippiensis*) in north central Florida, USA. *Herpetologica* 34:43-47.
- Gorzula, S.J. 1978. An ecological study of *Caiman crocodilus crocodilus* inhabiting savanna lagoons in the Venezuelan Guayana. *Oecologia (Berlin)* 35:21-34.
- Gorzula, S.J. 1985. Are caimans always in distress? *Biotropica* 17:343-344.
- Jelden, D.C. 1981. Preliminary studies on the breeding biology of *Crocodylus porosus* and *Crocodylus n. novaeguineae* on the Middle Sepik (Papua Nueva Guinea). *Amph.-Rept.* 1:353-358.
- Jelden, D.C. 1984. Die Krokodile Neuguineas. Inaugural-Dissertation, Heidelberg.
- Joanen, T. 1969. Nesting ecology of alligators in Louisiana. *Proc. 23rd Ann. Conf. Southeastern Assoc. Game Fish Commissioners* 23:141-151.
- Joanen, T., y L. McNease. 1978. The cloaca sexing method for immature alligators. *Proc. Ann. Conf. Southeastern Assoc. Fish Wildl. Agencies* 32:179-181.
- Kushlan, J.A. 1973. Observations on maternal behavior in the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Herpetologica* 29:256-257.
- Longman, H.A. 1925. *Crocodylus johnstoni* Krefft. *Mem. Queensland Mus.* 8:95-102.

- Magnusson, W.E. 1980. Hatching and creche formation by *Crocodylus porosus*. *Copeia* 1980:359-362.
- Magnusson, W.E., A.P. Lima, y R.M. Sampaio. 1985. Sources of heat for nests of *Paleosuchus trigonatus* and a review of crocodylian nest temperatures. *J. Herpetol.* 19:199-207.
- Medem, F. 1981. Los Crocodylia de Sur America. Vol. I. Los Crocodylis de Colombia. Colciencias, Bogotá. 354 p.
- Medem, F. 1983. Los Crocodylia de Sur America. Vol. II. Venezuela-Trinidad-Tobago-Guyana-Suriname-Guayana Francesa-Ecuador-Perú-Bolivia-Brasil-Paraguay-Argentina-Uruguay. Colciencias, Bogotá. 270 p.
- Modha, M.L. 1967. The ecology of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus* Laurenti) on Central Island, Lake Rudolf. *E. Afr. Wildl. J.* 5:74-95.
- Neill, W.T. 1971. The last of the ruling reptiles. Columbia Univ. Press, Nueva York. 486 p.
- Ogden, J.C. 1978. Status and nesting biology of the American crocodile, *Crocodylus acutus* (Reptilia, Crocodylidae) in Florida, USA. *J. Herpetol.* 12:183-196.
- Ouboter, P.E., y L.M.R. Nanhoe. 1988. Habitat selection and migration of *Caiman crocodilus crocodilus* in a swamp and swamp-forest in Northern Suriname. *J. Herpetol.* 22(3):283-294.
- Pooley, A.C. 1969. Preliminary studies on the breeding of the Nile crocodile, *Crocodylus niloticus*, in Zululand. *Lammergeyer* 3:22-45.
- Pooley, A.C. 1974. Parental care in the Nile crocodile: A preliminary report on behavior of a captive female. *Lammergeyer* 21:43-45.
- Pooley, A.C. 1977. Nest opening response in the Nile crocodile, *Crocodylus niloticus*. *J. Zool.* (London) 182:17-26.
- Pooley, A.C., y C. Gans. 1976. The Nile crocodile. *Scientific Amer.* 234:114-124.
- Prakash, M. 1971. Crocodile (*Crocodylus palustris*) breeding at the Jaipur Zoo. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 68:835-837.
- Rivero Blanco, C. 1974. Habitos reproductivos de la baba en los Llanos de Venezuela. *Natura* 52:24-29.
- Schmidt, K.P. 1919. Contribution to the herpetology of the Belgian Congo. Part. 1. Turtles, crocodiles, lizards and chameleons. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 39:385-624.
- Smith, M.A. 1931. The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Vol. 1. Loricata, Testudines. Taylor and Francis, Londres. 185 p.
- Staton, M.A., y J.R. Dixon. 1977. The breeding biology of the spectacled caiman, *Caiman crocodilus crocodilus*, from Venezuelan Llanos. *U.S. Fish and Wildl. Service Wildl. Res. Rep.* 5. 21 p.
- Teunissen, P.A. 1978. Overzichtskaart Surinaamse laagland ecosystemem:schaal 1:200.000 (Reconnaissance map Surinam lowland scosystems: scale 1:200,000). Wotro, Den Haag/Stinasu, Paramaribo.
- Varona, L.S. 1966. Notas sobre los Crocodylidos de Cuba y descripción de una nueva especie del Pleistoceno. *Poeyana, Serie A* 16:1-34.
- Waytialingham, S. 1880. Notes on the breeding of *Crocodylus palustris*. *Proc. Zool. Soc London* 1880:186.
- Webb, G.J.W., R. Buckworth, y S.C. Manolis. 1983a. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River area, N.T. III. Growth, movement and the population age structure. *Australian Wildl. Res.* 10:383-401.
- Webb, G.J.W., R. Buckworth, y S.C. Manolis. 1983b. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River area, N.T. VI. Nesting biology. *Australian Wildl. Res.* 10:607-637.
- Webb, G.J.W., S.C. Manolis, y G.C. Sack. 1984. Cloacal sexing of hatchling crocodiles. *Australian Wildl. Res.* 11:2010202.
- Webb, G.J.W., y H. Messel. 1978. Movement and dispersal pattern of *Crocodylus porosus* in some rivers of Arnhem Land, Northern Australia. *Australian Wildl. Res.* 5:263-283.
- Webb, G.J.W., H. Messel, y W.E. Magnusson. 1977. The nesting of *Crocodylus porosus* in Arnhem Land, Northern Australia. *Copeia* 1977:238-249.
- Webb, G.J.W., G.C. Sack, R. Buckworth, y S.C. Manolis. 1983c. An examination of *Crocodylus porosus* nests in two Northern Australian freshwater swamps, with an analysis of embryo mortality. *Australian Wildl. Res.* 10:571-605.

- Webb, G.J.W., y A.M.A. Smith. 1984. Sex ratio and survivorship in the Australian freshwater crocodile, *Crocodylus johnstoni*. pp. 319-355. *En*: M.W.J. Ferguson (ed). The structure, development and evolution of reptiles. Academic Press, Londres.
- Wermuth, H. 1953. Systematik de rezenten Krokodile. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 29:375-514.
- Whitaker, R., y Z. Whitaker. 1976. Collection and hatching of marsh crocodile (*Crocodylus palustris*) eggs. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 73:403-407.
- Witte, G.F. 1926. Les Crocodiles de Congo Belge. *Rev. Zool. Afr.* 14:65-81.
- Yangprapakorn, U., E.W. Cronin, y J.A. McNeeley. 1971. Captive breeding of crocodiles in Thailand. pp. 98-101. *En*: Crocodiles. Proc. 1st Working Meeting Croc. Spec., New York. IUCN Publ. (New Series) Suppl. Paper 32. IUCN, Morges, Suiza.
- Zijp, W.L. 1974. Handleiding voor statische toetsen. Tjeenk Willink, Groningen. 283 p.

Tabla 1. Edad y fecha de nacimiento de nidadas en el área de estudio, calculada con la ayuda de la Fig. 1 (ver Métodos). En las nidadas 6 y 12 el número de los especímenes encontrados por primera vez fue tan bajo que también se incluyen los datos de una captura posterior con más especímenes. La localidad es indicada en kilómetros desde la confluencia del riachuelo Zookoe y el río principal.

Nidada No.	Localidad	Fecha del ler. encuentro	Tamaño promedio de las crías	Edad (días)	Fecha estimada de eclosión
1	C 0.9-1.0	10-10-1982	26.5±1.1	15	25-09-1982
2	U 2-3	27-10-1982	25.7±1.0	12	15-10-1982
3	D 2-3	20-11-1982	23.3±0.2	4	16-11-1982
4	C 1.2-1.3	19-01-1983	29.6±1.2	-	03-11-1982
5	C 1.4-1.5	22-01-1983	45.6	-	03-09-1982
6	C 1.8-2.0	28-03-1983	31.1	-	09-11-1982
	C 1.8-2.-	08-05-1983	42.9±2.5	-	25-09-1982
7	D 1-2	20-09-1983	30.4±1.4	30	20-08-1983
8	U 1-2	21-09-1983	25.6±1.1	12	09-09-1983
9	C 0.9-1.0	25-09-1983	30.5±0.7	30	25-08-1983
10	C 0.4	26-09-1983	30.6±0.8	30	26-08-1983
11	C 1.2	26-09-1983	25.6±0.8	12	14-09-1983
12	C 1.9-2.0	27-09-1983	28.4±1.7	22	05-09-1983
	C 1.9-2.0	09-10-1983	29.9±1.3	28	12-09-1983
13	C 1.9-2.0	09-10-1983	25.5±0.7	12	27-09-1983
14	U 2-3	07-10-1983	32.1±0.8	40	28-08-1983

Tabla 2. Tamaño y composición sexual de 14 nidadas en el área de estudio y la presencia de un adulto y/o caimanes de 2 años cerca de las nidadas. Las nidadas 4, 5 y 6 fueron encontradas después del período seco largo, de manera que la asociación con un caimán adulto y con caimanes de dos años no pudo ser confirmado. Los datos sobre los caimanes de dos años cerca de las nidadas 12 y 13 son combinados, porque las nidadas estaban juntas en el mismo grupo.

Nidada No.	Período Reproductivo	Caimán adulto cerca de la nidada	No. de caimanes de dos años en la nidada	Macho	Hembra	Sexo desconocido	Cantidad examinada
1	1982	+	2	13	0	12	25
2	1982	+	-	6	1	6	13
3	1982	+	-	8	7	1	16
4	1982	(-)	(-)	0	3	5	8
5	1982	(-)	(-)	0	0	1	1
6	1982	(-)	(-)	10	0	4	14
7	1983	+	-	9	5	0	14
8	1983	-	1	12	10	0	22
9	1983	+	6	11	2	5	18
10	1983	+	-	7	2	1	10
11	1983	+	-	0	14	0	14
12	1983	+	-	2	4	0	6
13	1983	+	}5	7	13	0	20
14	1983	-	3	5	3	0	8

Tabla 3. Tipo de nido, período de anidación y período de eclosión de los Crocodylia. Las cifras entre paréntesis indican los datos presentados en distinta forma, datos no aceptados por autores recientes y observaciones hechas de programas en cautividad.

Especies	Tipo de nidos			Nivel del agua durante el período de anidación				Nivel del agua durante el período de eclosión			
	Hoyo	Montículo Intermedio	Montículo	Bajando	Bajo	Subiendo	Alto	Bajando	Bajo	Subiendo	Alto
<i>Gavialis gangeticus</i>	12			12						12	
<i>Crocodylus acutus</i>	3,4,5	4	3,4,5		3,4,5					3,4,5	
<i>Crocodylus intermedius</i>	5		5		5					5	
<i>Crocodylus johnstoni</i>	6		(7)		6					6	
<i>Crocodylus niloticus</i>	8,9,10			8			10			8	10
<i>Crocodylus palustris</i>	11	12,13			11,13					11,13	
<i>Crocodylus rhombifer</i>	14*										
<i>Crocodylus siamensis</i>	15		(16)			(15,16)					(16)
<i>Crocodylus cataphractus</i>			17,18								
<i>Crocodylus novaeguineae</i>			19,20		19,20					19,20	
<i>Crocodylus porosus</i>			20,21,22				20,21,22	20,22	22		
<i>Crocodylus moreletii</i>			3		(3)						
<i>Osteolaemus tetraspis</i>			17				(17)				
<i>Alligator mississippiensis</i>			23,24				23,24	23,24			23,24
<i>Alligator sinensis</i>			25								
<i>Caiman crocodilus</i>		26	27,28				26,27,28	26,27,28	26		
<i>Caiman latirostris</i>			29								
<i>Melanosuchus niger</i>			30,31		5,30,31				5,30	5,31	
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>			5,32								
<i>Paleosuchus trigonatus</i>			5,33,34		34						
<i>Tomistoma schlegelii</i>		35									

REFERENCIAS:

1) Choudhury <i>et al.</i> 1983	19) Jelden 1981
2) Bustard 1984	20) Jelden 1984
3) Alvarez del Toro 1974	21) Webb <i>et al.</i> 1977
4) Ogden 1978	22) Webb <i>et al.</i> 1983c
5) Medem 1981	23) Joanen 1969
6) Webb <i>et al.</i> 1983b	24) Goodwin and Marion 1978
7) Longman 1925	25) Neill 1971
8) Cott 1961	26) esto estudio
9) Modha 1967	27) Staton and Dixon 1977
10) Pooley 1969	28) Crawshaw and Schaller 1980
11) Whitaker and Whitaker 1976	29) Freiberg and Carvalho 1965
12) Waytialingham 1880	30) Hagmann 1902
13) Prakash 1971	31) Medem 1983
14) Varona 1966	32) Medem 1971
15) Smith 1931	33) Magnusson <i>et al.</i> 1985
16) Yangprapakorn <i>et al.</i> 1971	34) Magnusson, comunicación pers.
17) Schmidt 1919	35) Greer 1970
18) Witte 1927	